УДК 595.1:591.557.81

В. П. Шарпило

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ СУЩНОСТИ РЕЗЕРВУАРНОГО ПАРАЗИТИЗМА И ЕГО ЗНАЧЕНИИ В ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ГЕЛЬМИНТОВ

Со времени, когда были сформулированы первые представления о резервуарном паразитизме, накоплен значительный фактический материал и сделан ряд обобщений, касающихся многих сторон этого интересного биологического явления, независимо проявляющегося у представителей различных классов гельминтов — trematод, цестод, акантоцефал и нематод (Рыжиков, 1954; Шумакович, Рыжиков, 1954; Шульц, Давтян, 1955; Ивашкин, 1961; Odening, 1968 a, b; Савинов, 1969 а, б, 1975; Barus, Ryšavy, 1977 и др.). Тем не менее ряд аспектов, связанных с резервуарным паразитизмом, до сих пор остается изученным лишь в общей форме. Это касается и эпизоотологической стороны рассматриваемого явления, в частности, роли и значения резервуарных хозяев в циркуляции паразитических червей и эволюции их жизненных циклов.

Исследуя в течение ряда лет гельминтофауну пресмыкающихся, мы убедились, что в качестве резервуарных хозяев данная группа животных дает возможность выявить некоторые закономерности в циркуляции гельминтов, которые ускользали от внимания исследователей, и в определенной мере под новым углом зрения оценить значение резервуарного паразитизма. Этому способствует разнообразие паразитирующих у пресмыкающихся личиночных форм гельминтов и высокая зараженность ими, а также место, занимаемое пресмыкающимися в цепях питания, ставящее этих животных преимущественно в разряд дополняющих и замещающих кормов. Достаточно отметить, что у пресмыкающихся фауны СССР к настоящему времени зарегистрировано более 60(!) видов личиночных форм гельминтов, представленных 4 классами, 8 отрядами, не менее чем 24 семействами и 34 родами, паразитирующими в половозрелом состоянии у различных, преимущественно диких, птиц и млекопитающих. Общая же зараженность пресмыкающихся личинками исключительно высока и достигает 30% (Шарпило, 1976).

Оценивая эпизоотологическое значение пресмыкающихся как резервуарных хозяев, подчеркнем, прежде всего, что оно неоднозначно. Об этом можно достаточно определенно судить по таксономическому составу личинок и по степени трофических связей с пресмыкающимися различных хищников — дефинитивных хозяев, так как именно трофические связи определяют в конечном счете возможность их заражения гетероксенными видами гельминтов. С этой точки зрения среди паразитирующих у пресмыкающихся личиночных форм можно выделить две группы.

Одну из них составляют виды, для которых пресмыкающиеся служат эпизоотологическим тупиком *, так как их дефинитивные хозяева не имеют трофических связей с пресмыкающимися. Данная группа, таким образом, объединяет личинок, которые, попав в пресмыкающихся, исклю-

* По терминологии Р. С. Шульца и Э. А. Давтяна (1955) это так называемые «фиктивные» резервуарные хозяева.

чаются из циркуляционного русла и оказываются в своеобразных эпизоотологических ловушках. К их числу принадлежат *Corynosoma strumosum, Moniliformis moniliformis, Prosthorhynchus transversus, Anisakis schupakovi, Streptocara crassicauda* и другие — паразиты птиц сем. Anatidae и Turdidae и млекопитающих сем. Phocidae и Otariidae.

Вторую группу составляют виды, возможность заражения которыми не вызывает сомнения в связи с наличием у их дефинитивных хозяев трофических связей с пресмыкающимися. К числу таких видов принадлежит большинство найденных у пресмыкающихся личинок: *Alaria alata, Neodiplostomum spathoides, N. major, Spirometra erinaceieuropaei, Centrorhynchus aluconis, C. spinosus, Sphaerirostris teres, Macracanthorhynchus catulinus, Ascarops strongylina, Spirocerca lupi, Vigisospirura potekhini, Physaloptera clausa* и другие — паразитов птиц сем. Accipitridae, Falconidae, Strigidae, Corvidae и млекопитающих сем. Erinaceidae, Canidae, Felidae, Mustelidae.

Эта группа гельминтов с рассматриваемой здесь точки зрения представляет наибольший интерес, так как анализ роли пресмыкающихся в их циркуляции позволяет не только оценить эпизоотологическое значение этих животных как резервуарных хозяев, но и дает возможность подойти к пониманию некоторых общих закономерностей, касающихся участия резервуарных хозяев в циркуляции паразитических червей.

В том, что пресмыкающиеся как резервуарные хозяева могут служить источником инвазии различных животных рядом видов гельминтов, нетрудно убедиться при сопоставлении их зараженности и их места в пищевом балансе дефинитивных хозяев данных паразитов. Так, например, в пище млекопитающих (енотовидная собака, шакал, лисица и др.) — хозяев *Alaria alata, Spirometra erinaceieuropaei, Macracanthorhynchus catulinus, Spirocerca lupi* и других в зависимости от состояния кормовой базы указанных хищников и иных причин на долю пресмыкающихся может приходиться от 0,7 до 48,5% (Руковский, 1953; Корнеев, 1954; Обтемперанский, 1956; Хусаинов, 1959; Хонякина, 1960; Полушина, 1967; Ишунин, 1968; Палваниязов, 1974 и др.), у птиц (сарычи, орлы, сычи) — хозяев *Neodiplostomum spathoides, N. major, Centrorhynchus aluconis, C. spinosus* и других — от 0,4 до 100% (Шварц, 1947; Ушков, 1949; Якшис, 1952; Гибет, 1960; Голодушко, 1960; Козлов, 1960; Рябов, 1969; Сухинин, 1971 и др.).

Очевидно, чем чаще и в большем числе пресмыкающиеся поедаются дефинитивными хозяевами перечисленных паразитов, тем больше их роль как источника инвазии. В фауне СССР по нашим подсчетам имеется не менее 70 видов птиц, 25 видов млекопитающих и около 30 видов пресмыкающихся, которые используют в пищу рептилий. И хотя показатель их встречаемости даже у птиц (в пище птиц пресмыкающиеся обычно встречаются чаще, чем у других животных) в среднем не превышает 25% от числа других компонентов пищи, отношение периодически может резко изменяться. В частности, значительно более интенсивное использование хищниками пресмыкающихся отмечается в неблагополучные по кормовым условиях периоды.

Показательны в этом отношении результаты многолетних наблюдений за несколькими видами хищных птиц на территории Сев. Казахстана (Гибет, 1960). В годы депрессии грызунов (основного корма) количество пресмыкающихся в их пище заметно возрастает и обычно превышает средний уровень в 2—10 раз (рис. 1, *А*). Подобное отмечено у хищных птиц (рис. 1, *Б*) и в Юж. Туркмении (Сухинин, 1971). В годы с низкой численностью грызунов количество пресмыкающихся в пище лисицы (рис. 1, *В*) в Кызылкумах может возрастать

в 2—5 раз и достигать 30% (Палваниязов, 1974). Такие же адаптивные сдвиги в питании, являющиеся, как известно, нормой реакции на изменения в окружающей среде (Кажанчиков, 1952), отмечены и в других районах страны у хищных птиц и млекопитающих (Щербина, 1958; Козлов, 1960; Иванова, 1962; Сухинин, 1971; Палваниязов, 1974 и др.).

То, что именно пресмыкающиеся обычно восполняют недостаток основных кормов многих хищников и служат для них дополняющим и замещающим кормом, неслучайно и объясняется прежде всего относительно высокой численностью их популяций. В Каракумах, например, в среднем на 1 га насчитывается 16,7—62,6 особей ящериц и змей (Дроздов, 1967), в более северных районах страны, в частности в Ставрополье, плотность ящериц составляет в среднем 12—34 особи на 1 га (Тертышников, 1972). Исключительно высокой численности может достигать в некоторых биотопах степной зоны прыткая ящерица — 92,5 особи на 1000 м^2 (Яблоков, 1976). Подчеркнем также, что пресмыкающиеся — одна из немногих групп позвоночных, численность которых обычно колеблется незначительно (Богданов, 1965). Эта особенность пресмыкающихся также служит одной из предпосылок их использования в качестве дополняющего и замещающего корма.

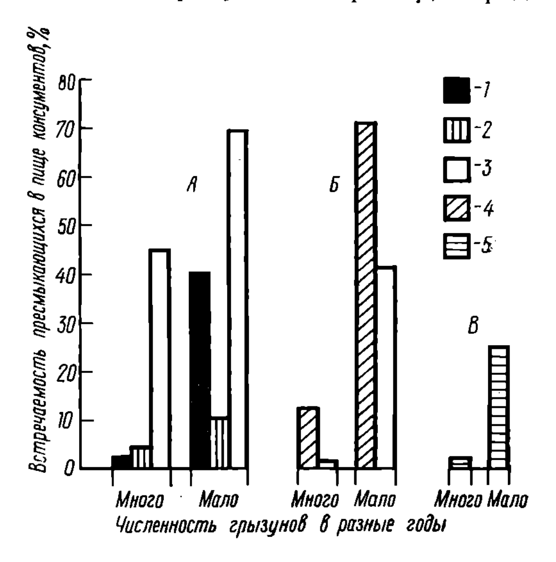


Рис. 1. Пресмыкающиеся в пищевом балансе хищных птиц и млекопитающих в зависимости от численности грызунов (по материалам Гибст, 1960; Сухинина, 1971; Палваниязова, 1974): *1* — балобан; *2* — могильник; *3* — обыкновенная пустельга; *4* — канюк; *5* — лисица.

Способность различных хищников переключаться в неблагоприятные по состоянию кормовой базы периоды на более интенсивное потребление пресмыкающихся, которые как резервуарные хозяева характеризуются высокой зараженностью личинками, создает своеобразную эпизоотологическую ситуацию. В связи с недостатком обычных кормов и следовательно, сужением основных каналов инвазии * поток инвазионных личинок, идущий к дефинитивным хозяевам от пресмыкающихся — резервуарных хозяев (т. е. через коллатеральные каналы), становится интенсивнее и как бы компенсирует ослабление потока, идущего к ним через основные каналы инвазии. Подобная картина должна, естественно, наблюдаться и в случае с другими группами животных резервуарных хозяев, которые и используются как замещающий корм.

На существование такого компенсаторного механизма, по-видимому, впервые, обратил внимание В. А. Савинов (1969), изучая циркуляцию мезоцеркарий *Alaria alata,* хотя и не подтвердил это доказательствами. Приведенные выше данные, касающиеся экологически обусловленных изменений трофических связей дефинитивных хозяев, дают основание

* Напомним, что животные, принадлежащие к числу обычных кормов какого-либо хищника, как правило, являются промежуточными хозяевами его паразитов и основным источником инвазии (Догель, 1947).

признать такие механизмы вполне реальными, свойственными не только *A. alata,* но и другим видам гельминтов.

Наличие в природе коллатеральных каналов инвазии обусловливает, с нашей точки зрения, существование и другого чрезвычайно интересного феномена — эпизоотологических дублирующих систем. Сущность их состоит в том, что нередко коллатеральные каналы из периодически становятся постоянно функционирующими и в ряде случаев принимают на себя функцию основных эпизоотологических каналов, в то время как значение последних отходит на второй план или они практически полностью утрачивают свое эпизоотологическое значение. Такой путь циркуляции может закрепляться и становиться основным или даже единственным.

В основе изменения путей циркуляции гельминтов лежат конкретные биоценотические процессы, связанные преимущественно с изменением состава биоценозов и трофических связей между отдельными компанентами. Не вдаваясь пока более глубоко в причины и конкретные условия включения той или иной из дублирующих систем, отметим только, что в существовании этих систем и компенсаторных механизмов, которые могут рассматриваться как частное проявление дублирующих систем, заключается, вероятно, основное значение резервуарных хозяев и резервуарного паразитизма, который, судя по широкому распространению среди различных групп гельминтов, активно поддерживается естественным отбором. Отражая сложный и динамичный характер процесса циркуляции гельминтов, дублирующие системы являются, по-видимому, одной из форм саморегулирующихся систем в природе.

Анализ путей заражения некоторыми видами паразитических червей, в циркуляции которых принимают участие резервуарные хозяева, в частности пресмыкающиеся, дает наглядное представление об эпизоотологическом значении дублирующих систем и их широком распространении у рассматриваемой группы паразитов.

Есть, например, все основания утверждать, и это ранее высказывалось рядом авторов (Рыжиков, 1954 и др.), что крупные хищные млекопитающие (лисица, шакал и др.), основу пищи которых составляют позвоночные животные, заражаются такими видами гельминтов как *Macracanthorhynchus catulinus, Spirocerca lupi* и другие не через промежуточных хозяев — насекомых (редкие или случайные элементы в их пище), а преимущественно или в основном через резервуарных хозяев, т. е. через каналы дублирующих систем. По этой же причине, в основном благодаря дублирующим системам становится возможным, по-видимому, заражение и некоторых крупных хищных птиц такими видами, как *Centrorhynchus aluconis, C. spinosus* и др. Поскольку среди наземных позвоночных — резервуарных хозяев, личинками *M. catulinus, C. aluconis, C. spinosus, S. lupi* наиболее инвазированы пресмыкающиеся, им, безусловно, принадлежит важная роль в заражении по крайней мере некоторых дефинитивных хозяев упомянутыми видами паразитических червей.

Следует заметить, что коллатеральные каналы, формирующие дублирующие системы перечисленных видов гельминтов, функционируют, несомненно, параллельно с основными эпизоотологическими каналами, через которые, однако, осуществляется заражение указанными паразитами только мелких хищников (корсак из млекопитающих, кобчик, некоторые совы из птиц), т. е. таких животных, основу пищи которых составляют членистоногие — промежуточные хозяева. Заметим в этой связи, что интенсивность потока инвазионных личинок через коллатеральные каналы может изменяться как в пространстве, так и во времени.

В южных районах страны, где численность пресмыкающихся выше, период их активности охватывает значительную часть года и где они уже поэтому чаще становятся жертвой различных хищников, роль коллатеральных эпизоотологических каналов, в которых в качестве эпизоотологического звена участвуют пресмыкающиеся, намного больше.

На эпизоотологическую нагрузку той или иной из дублирующих систем может оказывать также влияние пищевая специализация отдельных популяций хозяина и различия в составе пищи особей разных возрастных групп. Так, коллатеральные каналы имеют нередко более важ-

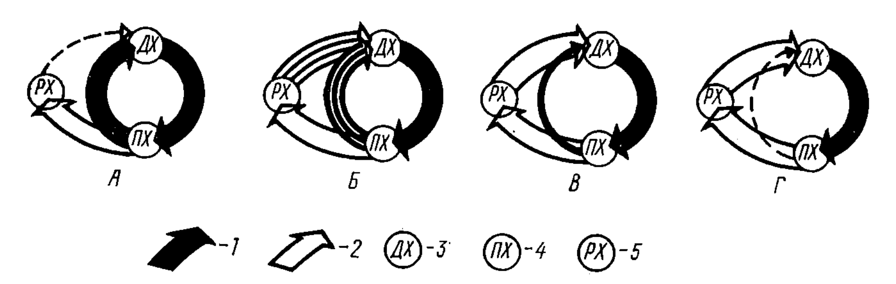


Рис. 2. Последовательные этапы становления дублирующей системы (объяснения в тексте):

1 — основные эпизоотологические каналы; *2* — коллатеральные эпизоотологические каналы; *3* — дефинитивные хозяева; *4* — промежуточные хозяева; *5* — резервуарные хозяева.

ное значение в заражении молодых животных, т. к. количество пресмыкающихся в их пище, как это отмечено, например, у щенков корсака (Палваниязов, 1974), оказывается в 2—7 раз больше, чем у взрослых животных.

Анализ жизненных циклов гельминтов свидетельствует о том, что облигатным эпизоотологическим звеном наряду с пресмыкающимися могут быть и другие группы животных, являющихся резервуарными хозяевами (моллюски, рыбы, мышевидные грызуны, насекомоядные и др.), участвующие в циркуляции многих видов гельминтов различных таксономических групп (Odening, 1965; Спасская, 1966; Карманова, 1968; Савинов, 1969; Семенова, 1973; Miyazaki, Habe, 1976 и др.)

Все это говорит о действительно широком распространении явления дублирующих эпизоотологических систем у паразитических червей. Вероятно, их существование может оказаться даже более обычным, чем это представляется в настоящее время. Во всяком случае заключение В. М. Ивашкина (1961) о том, что у нематод так называемые дополнительные хозяева на самом деле оказываются резервуарными, подтверждает это предположение.

Сопоставляя жизненные циклы гетероксенных видов гельминтов, в циркуляции которых принимают участие резервуарные хозяева, удается составить последовательный, достаточно логичный ряд, отражающий, с одной стороны, постепенное увеличение эпизоотологического значения коллатеральных каналов, с другой — уменьшение значения основных каналов, и тем самым проливающий свет на процесс становления дублирующих систем (рис. 2).

Отражением одного из начальных этапов становления дублирующих систем являются, по всей вероятности, жизненные циклы таких гельминтов, в циркуляции которых резервуарные хозяева (в данном случае пресмыкающиеся) из-за эпизодических трофических связей дефинитивных хозяев с ними являются лишь случайным источником

инвазии. Примером может служить жизненный цикл *Physocephalus sexalatus* — паразита некоторых млекопитающих (кабан, домашняя свинья, верблюд). Промежуточные хозяева этого вида — насекомые — являются основным источником инвазии дефинитивных хозяев. Резервуарные же хозяева — различные группы позвоночных, в том числе и пресмыкающиеся (принимая во внимание характер питания дефинитивных хозяев) могут лишь теоретически рассматриваться как источник инвазии, хотя их эпизоотологическая роль (по крайней мере в отношении некоторых дефинитивных хозяев, как, например, всеядный кабан) полностью и не исключается (рис. 2, *А*). Таким образом, в циркуляции указанного вида и в заражении дефинитивных хозяев главную роль выполняют основные эпизоотологические каналы.

Следующий этап находит отражение в жизненных циклах гельминтов, в циркуляцию которых резервуарные хозяева включены уже как достаточно постоянное, но еще факультативное эпизоотологическое звено. Примером может служить жизненный цикл *Mesocestoides lineatus* — паразита хищных млекопитающих (лисица, шакал и др.). Промежуточные хозяева этого вида и основной источник инвазии дефинитивных хозяев — мелкие млекопитающие. Резервуарные хозяева, в частности пресмыкающиеся, составляют определенную, а периодически (см. выше) и существенную часть корма дефинитивных хозяев. Таким образом, доступ в организм дефинитивных хозяев инвазионные личинки *M. lineatus* постоянно получают как через основные, так и через коллатеральные каналы. При ухудшении кормовой базы и резком уменьшении численности грызунов (эта группа животных подвержена особо резким колебаниям) поток личинок через коллатеральные каналы будет естественно увеличиваться. Следовательно, постоянный, хотя и пульсирующий по интенсивности поток инвазионных личинок, идущий через коллатеральные каналы, отражает начальный этап формирования дублирующей системы, которая, однако, носит еще факультативный характер (рис. 2, *Б*). Именно к таким случаям в полной мере приложимо понятие о компенсаторных механизмах.

Дальнейшее развитие дублирующих систем приводит к превращению их из эпизоотологически факультативных в облигатные, и поток инвазионных личинок идет к дефинитивным хозяевам постоянно через коллатеральные каналы, хотя окончательно не утрачивают своего значения еще и основные каналы. Показателен в этом отношении жизненный цикл *Contracaecum micropapillatum* — специфичного паразита пеликанов. Промежуточные хозяева этого паразита — ракообразные (циклопы), резервуарные — рыбы. Не может вызывать сомнения, что заражение пеликанов — крупных рыбоядных птиц может осуществляться в основном через коллатеральные каналы (Семенова, 1973), хотя полностью не исключается возможность их инвазии и через основные каналы, особенно если учесть тесную связь этих птиц с водой (рис. 2, *В*).

Наконец, в жизненных циклах ряда гельминтов заражение оказывается возможным практически только через коллатеральные каналы. Классическим примером является жизненный цикл *Dioctophyme renale* — паразита хищных млекопитающих (волк, собака и др.). Промежуточные хозяева этого вида — водные олигохеты, резервуарные — рыбы. Естественно, заражение наземных хищников этим паразитом непосредственно от промежуточных хозяев — олигохет маловероятно. Основным источником их инвазии служат, как справедливо считает Е. М. Карманова (1968), резервуарные хозяева (рис. 2, *Г*). Промежуточные же хозяева, с нашей точки зрения, сохраняют значение источника инвазии в основном для некоторых факультативных дефинитивных хозяев —

парно- и непарнокопытных, поглощающих большие объемы воды, вместе с которой в их организм могут попасть и промежуточные хозяева.

Необходимо подчеркнуть, что отмеченные этапы становления дублирующих систем тесно связаны друг с другом и выделить их в «чистом виде» не всегда просто, тем более что по отношению к различным дефинитивным хозяевам дублирующая система даже одного какого-либо вида гельминта нередко может быть одновременно эпизоотологически облигатной и факультативной, к тому же выраженной в разной степени. Очевидно, чем шире круг и разнообразнее состав резервуарных и дефинитивных хозяев у какого-либо гельминта, тем многограннее его дублирующая система.

Анализируя ставшие эпизоотологически облигатными коллатеральные пути циркуляции гельминта нетрудно убедиться, что иногда они вполне отчетливо отражают процесс становления различных животных хозяевами паразитов и тем самым позволяют осветить некоторые аспекты одного из наиболее интересных и сложных вопросов — исторических путей и экологических предпосылок формирования гельминтофауны животных.

Обратимся вновь к жизненному циклу *D. renale*. Как уже отмечалось, промежуточными хозяевами этого паразита являются водные олигохеты, заражение же дефинитивных хозяев осуществляется в основном через резервуарных хозяев — рыб. Такая ситуация противоречит, однако, объективно существующей, общепризнанной экологической закономерности, в соответствии с которой промежуточные хозяева принадлежат обычно к числу основных компонентов пищи дефинитивного хозяина и служат основным источником его инвазии. Попытки разобраться в этом противоречии приводят к необходимости признания экологически и эпизоотологически чрезвычайно интересного явления — викариации (смены) дефинитивных хозяев у этого паразита, а в аналогичных случаях (во всяком случае в некоторых) и у других видов паразитических червей.

Нам представляется, что эволюционное становление *D. renale* как биологического вида шло с участием не современных плотоядных, а каких-то других животных, тесно связанных с водой, для которых олигохеты были по крайней мере частью корма или систематически попадали в их организм с другой пищей или водой. Судя по величине *D. renale* (самки могут достигать метровой длины), это, вероятно, были достаточно крупные животные, т. к. только в таком случае могла выработаться определенная «сбалансированность» во взаимоотношениях между организмом хозяина и этим огромным по величине паразитом. Крайняя патогенность его для современных облигатных хозяев лишь подчеркивает относительную молодость новой системы паразит — хозяин. Способность же *D. renale* инвазировать не только плотоядных, но и других животных — факультативных хозяев, в частности парно- и непарнокопытных, а также человека, подтверждая экологическую пластичность данного паразита, делает вполне реальным предположение о возможности его перехода в прошлом от одних хозяев к другим. Можно высказывать лишь догадки о первичных хозяевах этого паразита и времени их существования, но то, что это были какие-то ныне уже вымершие крупные водные или околоводные животные, представляется наиболее вероятным.

Говоря о викариации дефинитивных хозяев, равно как и о расширении гельминтами круга дефинитивных хозяев, следует подчеркнуть, что это не такое уж редкое явление. Как заметил Бэр (цит. по Майру, 1971), паразиты переходят к новым хозяевам чаще, чем это принято считать.

Виды гельминтов, у которых имеются дублирующие системы, получают, несомненно, дополнительные преимущества в этом отношении.

С рассматриваемой здесь точки зрения представляет интерес и жизненный цикл *Alaria alata* — паразита млекопитающих сем. Canidae. Промежуточными (дополнительными) хозяевами этого вида служат, как известно, земноводные. В роли резервуарных хозяев выступают различные группы позвоночных. Как показали исследования В. А. Савинова (1969), касающиеся изучения закономерностей циркуляции мезоцеркарий *A. alata,* заражение такого миофага, как лисица — одного из дефинитивных хозяев *A. alata* осуществляется практически только через резервуарных хозяев (мышевидных грызунов), т. е. через каналы дублирующей системы. Это дает возможность предполагать, что и у этого паразита был, по-видимому, в геологическом прошлом свой первичный дефинитивный хозяин, обеспечивший его становление как вида и заражавшийся преимущественно через промежуточных хозяев — амфибий. По всей вероятности, таким хозяином могло быть животное, напоминающее по своей экологии енотовидную собаку или близкие к ней виды, когда-то широко распространенные на большей части Евразии *. Подтверждением этому может служить следующий факт.

Интродуцированная в европейскую часть СССР и проникшая в страны Восточной и Западной Европы, енотовидная собака стала здесь обычным хозяином *A. alata* и не уступает по зараженности особям в пределах естественного ареала на Дальнем Востоке (Корнеев, 1954; Савинов, 1969; Юдин, 1977 и др.). При этом следует особо отметить, что инвазия енотовидной собаки в новой области ее распространения осуществляется, как и в пределах ее естественного ареала, только или преимущественно через промежуточных хозяев — амфибий, т. е. через основные каналы инвазии (Савинов, 1969). Таким образом, на обширных пространствах Европы до расселения енотовидной собаки существование *A. alata* как биологического вида обеспечивалось только благодаря коллатеральному пути циркуляции личинок. Это еще раз показывает значение дублирующих систем в сохранении паразитических червей на протяжении значительных в геологическом измерении отрезков времени. Причем, если у *D. renale* выпадение первичного дефинитивного хозяина произошло, вероятно, очень давно и на всем ареале, то у *A. alata* — относительно недавно и только на части ареала лишь в постплиоценовое время.

Говоря о дублирующих системах, формирующихся на основе резервуарных хозяев, следует отметить, что аналогичные системы могут строиться также, вероятно, на основе факультативных и облигатных промежуточных хозяев, численность которых изменяется асинхронно. И хотя реальность таких ситуаций вполне допустима, прямыми доказательствами мы пока не располагаем. Вместе с тем, некоторые факты можно рассматривать как подтверждающие эту точку зрения. Так, например, в тундре, где численность организмов подвержена особенно резким колебаниям, для гетероксенных гельминтов наряду с другими экологическими особенностями характерен, как сейчас установлено (Казаков, 1975), широкий круг промежуточных и резервуарных хозяев. Эта особенность гельминтов тундровых животных полностью согласуется с предложенной концепцией дублирующих систем, подтверждая их важную эпизоотологическую роль.

Исходя из отмеченной особенности, можно, вероятно, также предположить, что широкий круг промежуточных и резервуарных хозяев,

*В ископаемом состоянии несколько видов енотовидных собак известны из плиоцена Европы и Азии и плейстоцена Кавказа (Верещагин, Оводов, 1968; Сотникова, 1976).

как и сам феномен резервуарного паразитизма, должны быть в основном свойственны гельминтам животных не стабильных, устоявшихся сообществ, а более эволюционно молодых и динамичных (именно такими и являются биоценозы тундры), характеризующихся подвижными биоценотическими связями, и, следовательно, более интенсивными формообразовательными процессами. Вероятно, не случайно резервуарный паразитизм статистически чаще проявляется среди гельминтов у эволюционно прогрессивных групп, в частности, у стригеат из трематод и у спирурат из нематод. Наличие же этой формы паразитизма у некоторых представителей эволюционно древних групп гельминтов, можно рассматривать как доказательство роли резервуарного паразитизма и возникших на его основе дублирующих систем в сохранении паразитических видов в течение геологически продолжительных отрезков времени.

Таким образом, циркуляция гельминтов в структурно-функциональном отношении представляет собой сложный и динамичный процесс, который опирается не только на облигатных промежуточных хозяев, но в неменьшей степени на резервуарных хозяев. В зависимости от конкретной обстановки в биоценозе, относительной численности в данный момент различных категорий промежуточных и резервуарных хозяев, наличия тех или иных дефинитивных хозяев, в том числе потенциальных, направление и интенсивность потока инвазионных личинок к дефинитивным хозяевам могут автоматически изменяться. При этом нередко возникают ситуации, когда значительная часть или даже весь поток личинок направляется к дефинитивному хозяину не от промежуточных хозяев, а от резервуарных, т. е. через коллатеральные эпизоотологические каналы. В результате, несмотря на сужение основных каналов инвазии или даже их полное выключение, поток инвазионных личинок к дефинитивным хозяевам поддерживается на определенном уровне и тем самым обеспечивает условия для сохранения многих паразитических червей как биологических видов. Сущность таких ситуаций наиболее точно отражает, как нам представляется, предложенная концепция дублирующих систем. Такие системы, как видно из изложенного, достаточно широко распространены в природе и с эпизоотологической точки зрения часто оказываются исключительно эффективными. Благодаря наличию дублирующих систем, ряд видов гельминтов смог, по-видимому, сохраниться и дойти до нашего времени из других геологических эпох, несмотря на элиминацию первичных дефинитивных хозяев. Дополняя и уточняя существующие взгляды на роль и значение различных категорий промежуточных и резервуарных хозяев в циркуляции паразитических червей, концепция приложима к широкому кругу гельминтов различных таксономических групп, она отражает общие закономерности циркуляции гельминтов и становления их жизненных циклов, а ее практическое приложение к гетероксенным видам паразитических червей экономически важных животных и человека, вполне очевидно.

SUMMARY

A conception is advanced and substantiated on duplicating systems appearing owing to participation of the reservoir hosts in helminths circulation. Successive stages of duplicating systems formation are considered. The main significance of the reservoir parasitism lies in existence of such systems.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии.— Ташкент : Наука, 1965.— 213 с.
Верещагин Н. К., Оводов Н. Д. История фауны Приморья.— Природа, 1968, № 9, с. 42—49.
Гибет Л. А. Численность хищных птиц и ее связь с грызунами в степной зоне Северного Казахстана.— В кн.: Орнитология. М. : Наука, 1960, вып. 3, с. 278—291.
Голодушко Б. З. О пищевых отношениях хищных птиц Беловежской пущи. Тез. докл. IV Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1960, с. 38—40.
Догель В. А. Курс общей паразитологии.— Л. : Учпедгиз, 1947.— 371 с.
Дроздов Н. Н. Плотность населения и биомасса рептилий в песчаной пустыне.— В кн.: Структура и функционально-биоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 52—53.
Иванова Г. Л. Сравнительная характеристика питания лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике.— Учен. зап./Моск. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1962. № 186, с. 212—222.
Ивашкин В. М. Биологические особенности спирурат.— Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1961, **11**, с. 59—91.
Кажанчиков И. В. Многоядность животных и изменчивость среды.— Зоол. журн., 1952, **21**, вып. 6, с. 798—800.
Карманова Е. М. Диоктофимидеи животных и человека и вызываемые ими заболевания.— В кн.: Основы нематодологии, т. 20. М. : Наука, 1968.— 926 с.
Козлов Н. П. Питание и численность степных птиц в засушливых районах Ставрополья.— В кн.: Орнитология. М. : Наука, 1960, вып. 3, с. 270—277.
Козаков Б. Е. Некоторые биологические особенности гельминтов позвоночных тундровой зоны.— Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1975, **25**, с. 43—53.
Корнеев А. П. Енотовидная собака Nyctereutes procyonoides на Украине.— Тр. Зоол. музея Киев. ун-та, 1954, № 4. с. 13—72.
Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М. : Мир, 1971.— 454 с.
Обтемперанский С. И. Сравнительный анализ питания енотовидной собаки, лисицы и барсука в Воронежской обл.— Бюл. о-ва естествоиспытателей при Воронеж. ун-те, 1956, **10**, с. 97—100.
Палваниязов М. Хищные звери пустынь Средней Азии.— Нукус : Каракалпакстан, 1974. — 319 с.
Прыткая ящерица : Моногр. описание вида/Под ред. А. В. Яблокова.— М. : Наука, 1976.— 369 с.
Руковский Н. Н. Взаимоотношения енота в Восточном Закавказье с представителями местной фауны.— Тр. ВНИИ охотничьего промысла, 1953. № 13, с. 81—105.
Рыжиков К. М. Резервуарный паразитизм у гельминтов.— Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1954, **7**, с 200—214.
Рябов В. Ф. Биология питания степного орла и курганника в Северо-Западном Казахстане.— В кн.: Орнитология в СССР. Ч. 2— Ашхабад : Ылым, 1969, с. 71—88.
Савинов В. А. Системы резервуарных хозяев гельминтов.— Учен. зап./Калинин. пед. ин-т, 1969а, **67**, с. 55—86.
Савинов В. А. Классификация резервуарного (паратенического) паразитизма в зависимости от его положения в онтогенезе и последовательной смены хозяев гельминтов.— Учен. зап./Калинин. пед. ин-т, 1969 б, **67**, с. 87—113.
Савинов В. А. Формы резервуарного (паратенического) паразитизма гельминтов, его общие особенности и эволюция.— В кн.: Вопр. экологии животных, вып. 2.— Калинин, 1975, с. 23—99.
Семенова М. К. Резервуарные хозяева Contracaecum micropapillatum (Stossich, 1890) Baylis, 1920 (Ascaridata : Anisakidae).— Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1973, **23**, с. 136.
Скрябин К. И., Шульц Р. С. Основы общей гельминтологии.— М. : Сельхозгиз, 1940.— 466 с.
Сотникова М. В. Верхнеплиоценовые Carnivora Центральной Азии.— Изв. АН СССР, 1976, Сер. геол., **11**, с. 133—137.
Спасская А. П. Цестоды птиц СССР : Гименолепидиды.— М. : Наука, 1966.— 659 с.
Сухинин А. Н. Экология сов и хищных птиц Бадхыза.— Ашхабад : Ылым, 1971.— 101 с.
Тертышников М. Ф. Экологический анализ и биоценологическое значение популяций прыткой ящерицы (Lacerta agilis exiqua Eichw., 1831) и разноцветной ящурки (Eremias arguta deserti Gm., 1789) в условиях Ставропольской возвышенности: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук.— Киев, 1972.— 18 с.
Ушков С. Л. Материалы по изучению роли пернатых хищников в условиях заповедности.— Тр. Ильм. заповедника, 1949, вып. 4, с. 111—182.
Хонякина З. П. Некоторые данные о питании лисицы в районе Кумторкалы Дагестанской АССР.— Учен. зап./Дагест. пед. ин-т, 1960, **5**, с. 80.

Хусаинов А. О. О значении хищных зверей и птиц в Алакульском ондатровом хозяйстве.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1959, **10**, с. 206—241.
Шарпило В. П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР.— Киев : Наук. думка, 1976.— 259 с.
Шварц С. С. Специализация в отношении пищевого режима у степной пустельги.— Природа, 1947, № 8, с. 66—67.
Шульц Р. С., Давтян Э. А. Резервуарный паразитизм и его биологическое и практическое значение.— Тр. Ин-та ветеринарии Каз. фил. ВАСХНИЛ, 1955, **7**, с. 154—166.
Шумакович Е. Е., Рыжиков К. М. Классификация форм резервуарного паразитизма у гельминтов.— Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1954, **7**, с. 215—216.
Щербина Е. И. К экологии (питание, размножение) лисицы в Бадхызе.— Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН СССР, 1958, **3**, с. 5—47.
Юдин В. Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья.— М.: Наука, 1977.— 161 с.
Baruš V., Rýsavy B. Forms and prevalence of reservoir habitationism in nematoda.— Helminthologia, 1977, **24—25**, N 1—4, p. 401—420.
Miyazaki I., Habe S. A newly recognized mode of human infection with the lung fluke, Paragonimus westermani (Kerbert, 1879).— J. Parasitol., 1976, **62**, N 4, p. 646—648.
Odening K. Paratenischer Parasitismus als Indikator der Endwirtsspezifität bei einigen Trematoden.— Helminthologia, 1968a, **9**, S. 429—435.
Odening K. Der para-paratenische Parasitismus und seine epidemiologische Bedeutung.— Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss, Berlin, 1968b, **10**, S. 236—238.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
23.V 1978 г.